Jan., 1979

全齿目与裂齿目的关系和分类系统

周明镇 王伴月

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

提 要

全齿目 (Pantodonta)¹³和裂齿"目" (Tillodontia) 是早第三纪时分布于北半球的古老有蹄类。关于它们的分类位置曾有过不少争论,但最近一些年来似乎已有了定论,一般都把它们作为哺乳动物纲的两个独立的目,对每个目的内容也很少有重大争议。

最近几年,我国发现了大量的古新统全齿类和一些裂齿类的化石。 这些化石的时代较早,并具有许多重要特征,对于这两个类群的起源、分布与系统关系及分类提出了一些新的问题。在本文中,我们根据近年来亚洲、主要是我国南方红层中新发现的古新世及始新世化石,对全齿目和裂齿目系统发育方面存在问题的现状与历史过程,作简略的评述,并对这两大类动物的各高级分类阶元(目、亚目、科)的起源与系统发育关系进行探讨,提出一个新的分类系统。

一、全齿类的系统位置与分类

1. 历史的回顾与现状:

全齿类 (Pantodonta) 是 Cope 于 1873 年根据 Coryphodontidae 科建立的。当时将它作为一个亚目与恐角亚目 Dinocerata 一起放在长鼻目 Proboscidia 中,但不久 (1875),他又将上述两亚目从长鼻目中分出来,另立一新目: 钝脚目 Amblypoda。 1882 年,他描述了 Pantolambda bathmodon,认为它的牙齿与 Coryphodon 的相似,并于次年 (1883),将 Pantolambda 另立为一新亚目: 蹠行亚目 Taligrada,与全齿亚目 Pantodonta 并列。这样钝脚目 Amblypoda 中就包括蹠行类 Taligrada、全齿类 Pantodonta 和恐角类 Dinocerata 三亚目。

Osborn (1898) 认为钝脚目三个亚目臼齿的变化,代表三个发展阶段: (1)全核兽 Pantolambda 式的上臼齿;(2)由全核兽 Pantolambda 的上臼齿的外脊转动或旋转(rotation),同时前尖退化,形成冠齿兽 Coryphodon 式的上臼齿;(3)后者的外脊进一步转动,使后尖位置内移到原尖后侧,形成尤因他兽 Uintatherium (恐角亚目) 式的上臼齿。

Granger (1910) 依 Osborn 的观点,将 Taligrada 提升为目,与 Pantodonta 并列。而 Scott (1913)则认为 Pantodonta 不是 Dinocerata 的祖先,两者都是由 Pantolambda 式的共同祖先发展来的。

Wood (1923) 不同意 Osborn 关于上臼齿齿脊转动的理论,他认为 Uintatherium 和 Coryphodon 的牙齿各尖是不同源的,而是代表两个平行的独立支系,而 Pantolambda 是 Coryphodon 的祖先。他的部分论点得到 Matthew (1928) 和 Simpson (1929) 的支持。后

¹⁾ Pantodonta 中文原译为钝脚目,与 Amblypoda 的译名相混。 Pantodonta 译为"全齿"目更合适一些,而 Amblypoda 仍译为钝脚类。

者根据 Coryphodon DP 的形态,认为 Pantolambda 和 Coryphodon 的臼齿各尖是同源的, Pantolambda 是 Coryphodon 的祖先类型,但不可能是直接的祖先。 1931 年,Simpson 将 Dinocerata 从 Amblypoda 中分出,另立一新目。 Matthew (1927) 采用了 Granger (1910) 的分类,但他认为 Pantolambda 是很原始的属,在广义上是 Amblypoda 的旁枝祖先,Coryphodon 则并不是直接从某些 Pantolambda 进化来的,而是从全棱兽科中至今未发现的某个属进化来的。

Simpson (1937) 认为 Pantolambda 虽不是 Coryphodontid 的祖先,但它们在结构上非常相似,有类近的系统关系,将它们放在不同的亚目中似乎是没有理由的。 Taligrada 与 Pantodonta 分开也是没有根据的。 主张废除 Taligrada, 用全齿目 Pantodonta 的名称代替钝脚目 Amblypoda。这样,Pantodonta 就包括冠齿兽科 Coryphodontidae、全棱兽科 Pantolambdidae 和全棱齿兽科 Pantolambdodontidae 三科。后来,Patterson (1939) 甚至将 Pantolambda放在 Coryphodontidae 科中。

1957 年,弗辽洛夫将一个 Phenacolophus 标本,描述为冠齿兽类一新属"原冠齿兽 Procoryphodon",认为它比 Pantolambda 更接近 Coryphodon 的祖先位置。当时看来他的鉴定是错误的,但后来的发现似乎表明 Phenacolophus 的确是与 Coryphodon 有较近的亲缘关系。

1960 年,Simons 在总结古新世的全齿类时,对 Pantodonta 进行了系统整理,将 Pantodonta 分成 Coryphodontoidea 和 Pantolambdoidea 两超科。前者包括单一的冠齿兽科 Coryphodontidae,而后者包括 Pantolambdidae、Barylambdidae 和 Titanoideidae 三科,同时将 Pantolambdodontidae 从 Pantodonta 中分离出去,并取消了古脊齿兽科 Archaeolambdidae。他 认为在不了解 Pantolambdidae 和 Coryphodontidae 之间的过渡类型时,仍保留 Pantolambdidae 作为原始主干。 但他还认为 Coryphodontidae 与其余三科中任何一科的系统关系都不清楚,也没有任何证据足以表明它们是由 Pantodonta 中已知较早期的种类进化来的。

2. 冠齿兽类的分类地位:

关于冠齿兽类 (Coryphodontid) 与全棱兽 (Pantolambda) 的关系,过去一般的看法是: Pantolambda 尽管不是 Coryphodon 的直接祖先,它们之间的过渡类型也不了解,但仍被视为原始祖先类型。

1957年 Flerov 曾指出 "Procoryphodon" 比 Pantolambda 更接近真正的 Coryphodon 的祖先,但 Simons (1960) 根据 Mckenna 向他指出的,Procoryphodon 为 Phenacolophus 的同物异名。同时他认为作为冠齿兽 Coryphodon 祖先类型的 "Procoryphodon" 的特征在北美发现的晚古新世一早始新世的 Coryphodon 的下臼齿构造上得不到反应,"Procoryphodon"的上臼齿与下前臼齿的构造与 Pantodonta 的相差甚远,并将 Phenacolophus 归人踝节目。

徐余瑄(1976)在记述了河南淅川发现的一种始新世较早期的冠齿兽—亚洲冠齿兽 Asiocoryphodon,它的颊齿列的一般形态,特别是臼齿齿脊的特征与 Phenacolophus 的非常相近,似乎明显地表明与 Coryphodon 最接近的祖先类型并不是北美的全棱兽 Pantolambda,而是亚洲的伪脊齿兽 Phenacolophus。原作者认为: "后者的臼齿清楚地显示了冠齿兽科 Coryphodontidae 臼齿构造的雏形。"

张玉萍(1978)研究了在我国江西、广东等地晚古新统中发现的伪脊兽类后,认为伪

脊兽类是独立的一科 Phenacolophidae, 归人 Pantodonta。 Phenacolophus 不可能是 Coryphodon 的直接祖先, 但两者关系很近, 后者是由 Phenacolophids 中某一分支发展来的。

我们将 Phenacolophus¹⁾ 以及最近在我国发现的这一类材料与 Coryphodon,特别是Asio coryphodon 进行比较,发现它们无论是下臼齿还是上臼齿都与 Coryphodontid 的十分相似,特别是上臼齿更像 Coryphodontid 而不像 Arsinoithere。(图 1)不需要用"转动"的解释就可以直接发展到 Coryphodon 的臼齿型式,它们的下前臼齿的三角座也很相似,但跟座有所不同, Phenacolophid 的前臼齿的跟座呈"V"形, coryphodontid 的前臼齿的跟座为纵脊状。可能 coryphodontid 的纵脊状跟座是由 phenacolophid 式的跟座发展来的,或者相反, Phenacolophid 的跟座由纵脊状变成了V形。无论如何,这两类在其他特征上都很相似,至少它们可能有较近的共同祖先。所以目前似乎还没有足够的根据,可以认为应把它们分放在不同的目中(图 2)。

冠齿兽类与 Pantolambda 等其余的 Pantodonta 在形态特征上的区别也很明显,它们的白齿形态显然为两种不同的类型。冠齿兽类是脊形齿,其余的 Pantodonta 为新月形齿。冠齿兽类的上臼齿约呈圆形或方形,前尖不呈 V 形,位置靠外,位于后尖前外方,有真正的原脊将它与原小尖和原尖相连。而其他全齿类的上臼齿成三角形或横长方形,前尖 V 形,位置靠内,位于后尖的前方或前内方,原尖前棱不与前尖相连,而伸向牙齿的前基部。冠齿兽类的下臼齿呈弱的双 V 形或横脊状,下原脊和下后棱很发达,下后棱由下次尖直接伸达下内尖,与下原脊近于平行,下前脊和下斜脊都不发达,特别是下斜脊很弱小;无下次小尖;其余的全齿类的下臼齿呈明显的双 V 形,下前脊和下斜脊都较发达,有时下斜脊比下后棱还要高些,下次小尖也很发达。M₁₋₂的下后棱呈 V 形或圆弧形连接下次尖,下次小尖和下内尖。至于它们的前臼齿的相似性,似应是平行发生的结果。因为这些特征发生的时间不同,Pantolambdidae等的前臼齿的形态早在中古新世时或更早的时间就形成,而冠齿兽类的较晚,形成于晚古新世前后。显然,冠齿兽类与其余的 Pantodonta 很早就已分离,沿不同的方向发展。Simons(1960)曾将它们分属不同超科,但考虑到下一级阶元分类问题,将它们分属不同的亚目更合适些。

关于亚目的名称。 1884 年,Matthew 曾将 Coryphodontia 作为代表 Coryphodontidae 的亚目名称,后被认为是 Pantodonta 的同物异名。 Pantodonta 现在早已被提升为目,而 Coryphodontia 本身的含义并未发生大的变化,而对它的性质了解更为明确,内容也更丰富,似乎应该回到最早的定义,以 Coryphodontia 作为这一亚目的名称。

由前面的分析来看,将 Phenacolophidae 放在冠齿兽亚目中是比较合适的。这样,冠齿兽亚目包括两个科: 冠齿兽科 Coryphodontidae 和伪脊齿兽科 Phenacolophidae。 但它们可能只是属于同一科的两个亚科。

除 Coryphodontia 之外其余的 Pantodonta 的亚目名称。早在 1883 年, Cope 提出蹠行亚目 Taligrada,作为 Pantolambda 所代表的亚目名称,主要根据是它的距骨与 Coryphodon

¹⁾ 在本文发稿过程中,Mckenna et al. (1977) 发表了"蒙古老第三纪的 Phenacolophus 的亲缘关系和古地理意义"一文。他们认为 Phenacolophus 与非洲早渐新世的 Arsinoitherium 和罗马尼亚晚始新世的 Crivadia_therium 有近裔共性,将它作为一种原始的 arsinoithere,这是一个很有意思的问题。 但从现有资料看,这种结论还很难使人信服,不仅它们上牙的特点区别太悬殊,而且下牙的性质也不相同,而 Phenacolophus 明显地与 Coryphodontidae 相似,表明两者有更近的亲缘关系。





图 1 Coryphodontidae 与 Phenacolophidae 上颊齿列比较: 上 Asiocoryphodon, ×1/2; 下 Tienshanilophus, ×1

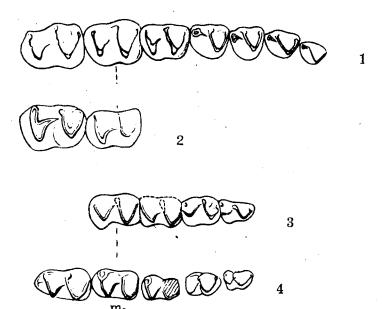


图 2 Coryphodontidae 与 Phenacolophidae 下颊齿列比较:

- 1. Asiocoryphodon, $\times 1/2$; 2. Phenacolophus, $\times 1$;
- 3. Yuelophus. $\times 1$; 4. Ganilophus, $\times 1$.

的不同。尽管又增加了一些新科,而其中有些科的距骨形态与 *Pantolambda* 的也不相同。但它的基本成员未变,也不会与其他类别混淆,因此,我们仍采用蹠行类 Taligrada 作为这一亚目的名称。

3. 关于蹠行亚目的分类

现知的蹠行亚目可归入七科:

Bemalambdidae Chow et al., 1937
Pantolambdodontidae Granger et Gregory, 1934
Harpyodidae Wang, 197
Pastoralodontidae Chow et Qi, 1978
Pantolambdidae Cope, 1883
Barylambdidae Patterson, 1939
Titanoideidae Scott, 1937

Simons (1960)曾主要根据北美古新世 Pantodonta 的材料建立了全棱兽超科 Pantolamb doidea, 认为亚洲的 Archaeolambda 是北美 Barylambdidae 科 Haplolambda 的同物异名。而 Kielan-Jaworowska (1968)认为 Archaeolambda 与 Haplolambda 明显不同,应分属不同的科。

我们赞同 Kielan-Jaworowska (1968)的意见,因为亚洲的蹠行类有许多共同的特点,与北美的明显不同。它们上臼齿的外架都比较宽,前、后尖位置很靠内,彼此较靠拢,M³外脊呈简单 V形;而北美的蹠行类的上臼齿外架都较窄,前、后尖分开较远,M³后尖和后附尖虽也退化,但外脊仍呈不对称的W形等。显然它们代表早已分化的不同支系,应分属不同的超科:阶齿兽超科 Bemalambdoidea 和全棱兽超科 Pantolambdoidea。

二、裂齿类的分类位置

裂齿类 Tillodontia 是早在1875年由 Marsh 创立的。但是在很长一段时间里,它的分类位置是不定的。

1876年,Cope 认为它与 Taeniodonta 有很近的亲缘关系,将它作为亚目与 Creodonta 和 Taeniodonta 一起放在食虫目内。次年,Cope 提出 Bunotheria 目,将 Creodonta、Mesodonta、Insectivora、Tillodontia 和 Taeniodonta 都包括在内。 但在他发现了 Esthonyx 前脚的材料后,又认为它与食虫类的关系很远,因而将 Esthonyx 与 leptictids 一起放在 Creodonta (1884)中,一直到 1889年,才又将它作为 Creodonta 中的一个科 Esthonychidae 分开。可是,之后,他又认为 Tillodontia 与 Rodentia 可能有共祖关系。Woodward (1892) 甚至将 Tillodonts 放在 Rodentia 中。 但是 Weber (1904, 1928) 反对 Woodward 的意见,认为 Tillodontia 是一个独立的目。 Granger (1910) 也认为 tillodonts 与 Rodentia 是没有亲缘关系的。 但直到 1923年 Schlosser 仍将 tillodonts 放在食虫目中,Winge 甚至将 Taeniodont 也包括在内。

1953 年,Gazin 在"裂齿类一哺乳类的一个早第三纪的目"一书中,对裂齿类作了系统总结,虽然他认为裂齿目这个目的起源还不能得定论,但特别指出了它与 Pantolambda 的相似性。

1963 年, Van Valen 认为 Tillodontia 是由古新世的 Arctocyonid 的 Neoclaenodon procyonoides (踝节目) 起源的,将它作为踝节目中的亚目。Rose (1971) 则持相反意见,

认为 Tillodontia 的牙齿非常特化,仍应代表一个独立的目。

Tillodontia 与 Taeniodonta 前面牙齿并不是同源的。而 Tillodontia 与 Rodentia 除了门齿相似外,在其他特征上的差别都很显著。门齿的相似是趋同的结果。而与食虫类的相似点几乎都是那些原始类型或亲祖形态(Sympesiomorphy)。至于Esthonyx,虽然正如 Van Valen指出的,与 Neoclaenodon procyonoides 有不少类似之处,但它们间的区别很显著,而且是主要的。两者之间见不到明显的过渡状态。此外,确如 Simons 所指出的,Tillodonts 具有在古新世的 Neoclaenodon 中消失了的下前尖(Simons, 1972)。在我国早一中古新统地层中的较原始的裂齿类 Meiostylodon 和 Lofochaius 与 Neoclaenodon procyonoides 之间,这种差别也很明显。

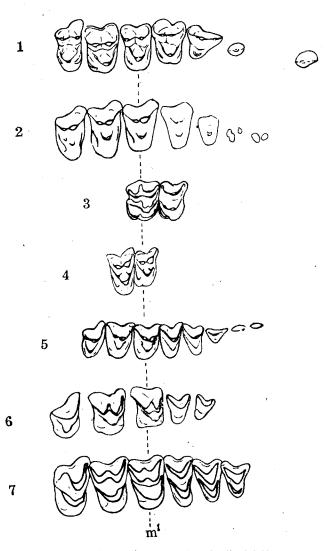


图 3 Tillodontia 与 Taligrada 下颊齿列比较:

- 1.Esthonyx acutidens (依 Gazin, 1953) ×1;
- 2. Lofochaius brachyodus, ×1;
- 3. Adapidium huanghoense, ×1;
- 4. Meiostylodon zaoshiensis, ×1;

5. Harpyodus decorus, ×2;

- 6. Pastoralodon lacustris, $\times \frac{1}{2}$;
- 7. Ignatiolambda barnesi (依 Simons, 1960), ×1/2,

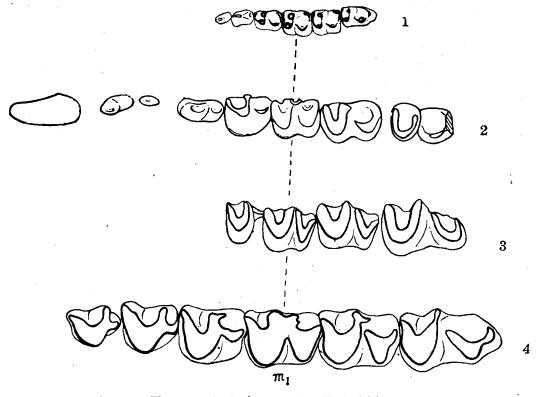


图 4 Tillodontia 与 Taligrada 下颊齿列比较:

1. Esthonyx cf. spatularius (依 Gazin, 1953), ×1; 2. Megalesthonyx hopsoni, ×1; 3. Convallisodon convexus, ×1; 4. Ignatiolambda barnesi (依 Simons, 1960), ×1。

因此,认为裂齿类起源于中古新世 N. procyonoides 或与之相近的踝节类,显然难以成立。通过我国新发现的古新世的材料的研究,和与 Pantodonta 的仔细比较,我们发现,不仅 Gazin 所指出的 Pantolambda 与 Tillodontia 的相似点(如"上臼齿有发达的附尖,下臼齿也很相似,甚至都具有下附尖以及它们的腕骨和跗骨都相似)在整个 Pantodonta (特别是taligrada)和 Tillodontia 之间存在;另一方面, Gazin 所指出的一些差异点,如裂齿类上臼齿中附尖较小,有大的次尖架,下臼齿前后压缩,单侧高冠显著等性质,由于新材料的发现而变得不明显。如 Megalesthonyx 和 Adapidium¹⁾的上臼齿中附尖很发达,外脊星 W 形的特点与 Pantodonta 的相似,而 Pastoralodontidae 上臼齿有特别发达的次尖架,高脊兽 Altilambda 有显著的单侧高冠等,都与裂齿类的相一致。因此,裂齿类颊齿的主要特征都与全齿类的基本相同。所不同的是裂齿类具有大的门齿,颊齿外架窄,前、后尖主要为丘形。但是,这些特点在较早期的类型中区别也不显著。如早期的 Esthonyx 的门齿就不如较后期的 Tragosus 的发达,而广东早、中古新世的罗佛寨兽 Lofochaius 的门齿似乎更小些,因此,门齿增大只是裂齿类适应进化过程中的特化性状。此外,Lofochaius 与最近在安徽、江西等地发现的结构上较原始的全齿类(Harpyodus)十分相似,特别是后者的前、后尖略呈丘形的特点,表明它们之间可能有较近的亲缘关系。这些都进一步表明 Gazin(1953)提出的,Tillodontia

¹⁾ Adapidium huanghoense Young, 1937 的正型标本为一下颌,后来在同一层位中又找到上牙 pf-Mf,与正型标本形态和大小都相一致,应可归人同一种。

和 Pantolambda 的"牙齿的基本构造表明它们是通过中古新世以前的祖先发生关系","很多相似无疑是在不同地质时期可能是由具有同样基本特征的祖先平行进化的结果"的推断是正确的(图 3、4)。

根据上述的理由,我们将裂齿类 Tillodontia 作为一个亚目归入全齿目 Pantodonta。这样,全齿目中就包括冠齿类,蹠行类和裂齿类三亚目。

裂齿亚目现仅知一科 Esthonychidae,但以 Adapidium 为代表的一支可能为另一科。

三、全齿目的分类系统

全齿目 Pantodonta Cope, 1873

蹠行亚目 Taligrada Cope, 1883

阶齿兽超科 Bemalambdoidea new superbamily

阶齿兽科 Bemalambdidae Chow et al., 1973

全棱齿兽科 Pantolambdodontidae Granger et Gregory。1934(包括 Archaeolambdidae Herov 1952)

翼齿兽科 Harpyodidae Wang, 1979 (in press)

牧兽科 Pastoralodontidae Chow et Qi, 1978

全棱兽超科 Pantolambdoidea Simons, 1960

全棱兽科 Pantolambdidae, Cope, 1883

厚棱兽科 Barylambdidae Patterson, 1939

巨齿兽科 Titanoideidae Scott, 1937

冠齿亚目 Coryphodontia Matthew, 1884

伪脊齿兽科 Phenacolophidae Zhang 1978

冠齿兽科 Coryphodontidae Marsh, 1876

裂货亚目 Tillodontia Marsh, 1875

全齿目 Pantodonta Cope, 1873

小到大型的古老有蹄类。 颊齿为丘一脊形。 上前臼齿较复杂, p³-4 通常呈迭 V 形。 上臼齿前、后附尖发育, 原尖 V 形, 中附尖和次尖架发达或不发育。下臼齿双 V 形或双横 脊形, 有下后附尖。 蹠行型。

遮行亚目 Taligrada Cope, 1883

个体由小到大。头骨和上颌骨纤细或粗壮。矢状嵴发达,脑小而原始。齿式全,颊齿低冠。门齿小。犬齿由小到大,垂直不向外伸,与前臼齿紧密排列无齿缺。颊齿新月形。上臼齿前、后尖多多少少组成 W 形外脊,原尖 V 形。下臼齿双 V 形,前后不压缩,下前尖明显。肢骨纤细到粗壮,中心腕骨不与桡腕骨愈合,或愈合但中心腕骨不退化。五趾具蹄或爪,蹄趾有中间裂隙。

冠齿亚目 Coryphodontia Matthew, 1884

个体中等到大,笨重。头骨和下颌骨粗壮,外侧在犬齿后明显凹入。脑小,矢状脊有或无。齿式全,颊齿低冠。上、下门齿增大星压舌片状。犬齿很发达,向外伸,与第一前臼齿间有齿缺。颊齿脊形。上臼齿原脊发达,连接前尖、前小尖和原尖,后尖 V 形。上前臼齿外尖 V 形,原尖圆锥形或 V 形。下臼齿双横脊状,下原脊和下后棱很发达,彼此近于平行,

下前脊和下斜脊很弱小,下前尖弱或无;三角座和跟座高差小。四肢粗壮,中心腕骨和桡腕骨完全愈合。具五趾,蹄趾宽平,无中间裂隙。尾短,前尾椎与荐椎愈合。

裂齿亚目 Tillodontia Marsh, 1875

个体由小到中等。头骨基部宽大,吻部细长,具矢状嵴。 齿式 $\frac{2}{3-1}$, $\frac{1}{3}$ $\frac{3}{3}$ 。第二门齿进步地增大,有齿根或终身生长; I^3 增大; I_1 和 I_3 退化或消失。犬齿显著。颊齿主要为丘形齿,单侧高冠显著。第四前臼齿臼齿化程度较高, I_4 跟座盆状。上臼齿次尖架发达,呈宽的翼状,下臼齿外侧明显高于内侧,呈双柱形,三角座前后压缩呈 I_4 形,跟座盆状,较三角座稍低。 I_4 跟座长,下次小尖明显,有时形成第三叶。

全齿目中各类关系如下图(图5)

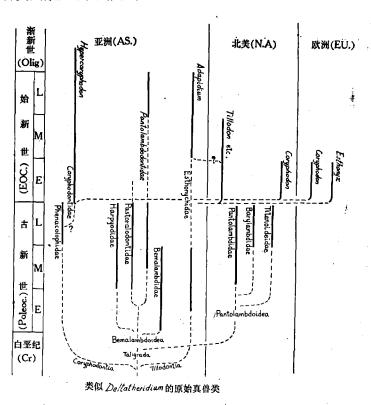


图 5 全齿目的系统分类与分布

全齿目可能在白垩纪时在亚洲由类似于 Deltatheridium 的原始真兽类起源后,先后分化出三个主要类群或支系。一支为 Coryphodontia,在亚洲发展,到始新世开始时有一部分扩散到北美,并进入欧洲;另一支为 Tillodontia,有类似的情况。亚洲始新世的裂齿类,不像是由亚洲的裂齿类直接进化来的,而可能是由北美的再迁过来的。第三支 Taligrada,很早就发生分化,一个分支在亚洲迅速发展,繁盛,另一分支在白垩纪或早始新世时进入北美,然后迅速发展。

由 Pantodonta 的系统进化可以看出,亚洲和北美两大陆,在白垩纪(或早古新世早期) 陆上动物之间有部分交流,而至少在整个古新世中期及晚期时彼此隔绝,各地区动物独立 发展,各自具有许多独特特点,直到始新世开始则又开始交流。

(1978年2月20日收稿)

文 熽

- 王伴月,1975:湖南茶陵盆地"红层"中的哺乳动物化石。古脊椎动物与古人类,13(3),154—162。
- 王伴月, 1979 (in fress): 翼齿兽 Harpyodus 一新种及其分类地位、华南红层现场会议论文集。
- 张玉萍, 1978; 广东南雄晚古新世伪脊齿兽科两新属。古脊椎动物与古人类, 16(4)。
- 张玉萍, 1979 (in press): 伪脊齿兽类 (Phenacolophids) 一新属。华南红层现场会议论文集。
- 周明镇,1963:中国的裂齿目化石。古脊椎动物与古人类,7(2),97-104。
- 周明镇和王伴月, 1978: 华南古新世全齿类 (Pontodonta) 的新材料。古脊椎动物与古人类, 16(2), 86—90。
- 周明镇和齐陶,1978:内蒙四子王旗晚古新世哺乳动物群。古脊椎动物与古人类,16(2),77--85。
- 周明镇、张玉萍、王伴月和丁素因,1973:广东南雄古新世哺乳类新属、种。古脊椎动物与古人类,11(1),32—35。
- 周明镇、张玉萍、王伴月和丁素因,1977 广东南雄古新世哺乳动物群。中国古生物志,新丙种第 20 号,总第 153 册。 科学出版社。
- 邱占祥和李传夔,1977:安徽古新世几种零星的哺乳动物化石。古脊椎动物与古人类,15(2),94—102。
- 徐余瑄,1976:河南淅川早始新世冠齿兽化石。古脊椎动物与古人类,14(3),185-193。
- **童永生,1978: 吐鲁番盆地晚古新世台子村动物群 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所甲种专刊十三号,新疆** 古生物考察报告(三) 82-101
- Cope, E. D., 1882: Two New Genera of the Puerco Eocene. Amer. Naturalist, 16, 419.
- . 1982: The Classification of the Ungulate Mammalia. Proc. Amer. Phil. Soc., 20, 438.
 - _____, 1883: The Ancestor of Coryphodon. Amer. Naturalist, 17, 406.
- _____, 1884: The Amblypoda. Amer. Naturalist, 18, 1110-1121.
- _____, 1897: The Position of the Periptychidae. Amer. Naturalist, 31, 335-336.
- Chow, M. C., 1957: A New Coryphidon from Sintai, Shantung. Vert. Palas., 1(4), 301-304.
- Flerov, K. K., 1952: Pantodonts (Pantodonta) collected by the Mongolian Paleontological expedition of the Academy of Science of USSR. Truty. Inst. Paleont. Akad. Nauk. USSR, 41, 43-50. (In Russian)
- -, 1957: A New Coryphodont from Mongolia, and on evolution and distribution of Pantodonta. Vert. Palas., 1(2), 73-81.
- Gazin, C. L., 1953: The Tillodontia: An Early Tertiary Order of Mammals. Smith. Misc. Coll., 120 (10), 1-110.
- Granger, W. K., 1910: The Orders of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 27, 1-524.
- Kenneth, D. R.. 1972: A New Tillodent from the Eocene Upper Willwood Formation of Wyoming. Postilla Peab. Mus. Yale Univ., 155, 1-13.
- Kielan-Jaworowska, Z., 1968: Archaeolambdae Flerov (Pantodonta) from the Paleocene of the Nemgt Basin, Gobi Desert. Paleont. Polonica, 19, 133-140.
- Lavocat, R., 1958: Tillodontia. In Piveteau I: Traite Paleont., 6(2), 133-140.
- Mckenna, M. C., 1969: Origin and Early differentiation of therian Mammals. Ann. New. York Acad. Scien., 167(1), 217—240.
- Matthew, D. W., 1897: A Revision of the Puerco Fauna. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 9, 259-
- -, 1937: Paleocene Faunas of the San Juan Basin, New Mexico. Trans. Amer. Phil. Soc., new ser. 30, 105-360.
- et Granger, W., 1925: Fauna and Correlation of the Gashato Formation of Mongolia. Amer. Mus. Novitates., 189, 8-10.
- Osborn, H. F., 1898: Evolution of the Amblypoda. Part 1. Taligrada and Pantodonta. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 10, 169-218.
- Patterson, B., 1934: A Contribution to the Osteology of Titanoides and the Relationships of the Amblypoda. Proc. Amer. Phil. Soc., 73(2), 71—101.
- 1935: Second Contribution to the Osteology and affinities of the Paleocene Amblypoda Titanoides. Proc. Amer. Phil. Soc., 75, 143-162.
- -, 1939: New Pantodonta and Dinocerata from Upper Paleocene of Western Colorado. Geol. Ser. Field Mus. Nat. Hist., 6(24), 351-384.
- Scott, W. B., 1913: Land Mammals of the Western Hemisphere. Macmillan, 468-484.
- Simons E. L., 1960: The Paleocene Pantodonta. Trans. Amen. Phil. Soc. New Ser. 50. part 6.

- 1-81.
- Simous, 1972: Primate Evolution. McMillan Publ. Co. N. Y. 1973. 52.
- Simpson, G. G., 1929: A New Paleocene Uintathere and Molar Evolution in the Amblypoda. Amer. Mus. Novitates., 387, 1—9.
 - , 1931: A New Classification of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 59, 259-293.
- ----, 1937: The Fort Union of the Crazy Montain Field, Montana and its Mammalian Faunas. Bull. U. S. Nat. Mus., 169, 265-271.
- _____, 1937: Notes on the Clark Fork, Upper Paleocene Fauna. Amer. Mus. Novitates, 954, 5-11.
- Szalay, F. S., et Mckenna, M. C., 1971: Beginning of the Age of Mammals in Asia: the Late Paleocene Gashato Fauna, Mongolia. Bull. Amer. Mws. Nat. Hist., 144(4), 273—314.
- Van Valen, L., 1963: The Origin and Status of the Mammalian Order Tillodontia. Jour. Mam., 44 (3), 364—373.
- Wood, R. C., 1923: The Problem of the Uintatherium Molar, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 48, 599-604.
- Young, G. G., 1937: An Early Tertiary Vertebrate Fauna from Yuanchü. Bull. Geol. Soc. China, 17(3-4), 434-436.

RELATIONSHIP BETWEEN THE PANTODONTS AND TILLODONTS AND CLASSIFICATION OF THE ORDER PANTODONTA

Minchen Chow Wang Ban-yue

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica)

Abstract

The present paper reviews the history and the present status of the classifications and relationships of the pantodonts and the tillodonts, two Early Tertiary primitive orders of mammal of the Holarctic region.

A new systematic classification, with reference to the materials recovered from the Paleocene and earlier Eocene of China in recent years, is proposed for these two archaic mammalian groups, which are here considered to represent one single order.

The order Pantodonta in the sense given in this paper, are tentatively divided three-fold into the suborders of: 1) Taligrada; 2) Coryphodontia; and 3) Tillodontia.

The tillodonts are here considered as an early off shoot and a subgroup of the order Pantodonta, probably originating in Asia before or around the beginning of the Paleocene. Their affiliation with the various condylarthrans is discussed as morphologically, as well as temporally, untenable.

The much diversified Asiatic and North American Paleocene families, generally grouped with the coryphodonts, are here separated from the latter and allocated in two superfamilies: Bemalambdoidea and Pantolambdoidea. While the former, probably exclusively Palarctic in distribution, ranged from before or at the beginning of the earliest stage of Paleocene through late Eocene; the latter were Nearctic in distribution and restricted temporally to the medial and late Paleocene, probably indicative of an invasion into Neactic region at the closing of Early Paleocene (Puercan) from Asia through the Beringia.

The coryphodonts are tentatively grouped in the two families of Phenacolophidae and Coryphodontidae. The former is typically an Aisatic Paleocene (and, possibly, Early Eocene) group and apparently more primitive in dental morphology; the latter is Holarctic in distribution, possibly being a later group including the Eocene, and Oligocene, drivetives of the former.